动　物　学　研　究　2010，Oct. 31(5)：539−549　　　　　　　　　　　　　　　CN 53-1040/Q　ISSN 0254-5853
Zoological Research　　　　　　　　　　　　　　　　　　　　　　　　　　DOI：10.3724/SP.J.1141.2010.05539

暗纹东方鲀应激胀气行为功能形态学观察

赵　爽，宋佳坤*，王晓杰

(上海海洋大学 海洋生物系统和神经科学研究所，上海　201306)

摘要：该文以四齿鲀科(Tetraodontidae)的暗纹东方鲀(*Takifugu obscurus*)为对象，采用形态学解剖、X 光透视和骨骼神经染色等方法，对其胀气行为的功能形态学进行研究。其结果发现，暗纹东方鲀腹部受到刺激后，口腔小幅高频将水或空气吞咽进入由食道腹壁特化成的气囊里，气囊与消化道的前后结合处由括约肌控制，腹壁肌呈束状，与此同时，高弹性的皮肤、脊柱和神经都会发生相应的位移变化，以保证胀气行为的快速完成。通过对暗纹东方鲀胀气行为及其吸、排水机制的深入了解，为进一步研究胀气行为的神经机理奠定基础，也将会丰富动物警戒逃避行为的理论。

关键词：暗纹东方鲀；胀气行为；气囊；功能形态学
中图分类号：Q959.489；Q959.489.04；Q954.2　　**文献标志码**：A　**文章编号**：0254-5853-(2010)05-0539-011

Functional morphology of puffing behavior in pufferfish (*Takifugu obscurus*)

ZHAO Shuang, SONG Jia-Kun*, WANG Xiao-Jie

(*Institute for Marine Biosystem and Neuroscience, Shanghai Ocean University , Shanghai*　201306，*China*）

Abstract: As a defensive behavior of escaping from the predators, sudden inflating (“puffing”) has been found in all members of the pufferfish sister taxa Diodontidae and Tetraodontidae. However, the mechanism of inflation is largely unknown. To further understand the inflation behavior of Tetraodontidae, morphological dissection, X-ray and staining methods were conducted to investigate morphological variations and functional adaptation during the inflation in *Takifugu obscurus.* The results indicated that after receiving stimulation, *Takifugu obscurus* quickly and frequently swallows water or/and air into the flexible but tough sac, which is a distinct portion of the specialized esophagus. For adapting the inflation, the anterior and posterior joints of the sac and the digestive duct are tightened by special musculature; and the structure and arrangement of the skin of the body, as well as the abdomen muscle bundles are particularly modified to be elasticated; more over, even the backbone and the nerve are ready for flexible positioning change. This study provides some important information about the inflation mechanism of the *Takifugu obscurus* in sucking and expelling water/air during the puffing behavior, which would be helpful to further understand the neural control mechanism of pufferfish inflation.

Key words: *Takifugu obscurus;* Puffing behavior; Abdominal sac; Functional morphology

鲀形目中的二齿鲀科(Diodontidae)和四齿鲀科(Tetraodontidae)，在水中抵抗敌害捕食时可吸入水，当被鹰等敌害捕食脱离水时也可吸入空气，使胸腹部快速膨大如球，表皮小刺竖立，使鱼体呈坚硬的“刺球状”以此自卫。待到安全时，它们迅速排放胸腹中的空气或水后，快速游走，这种逃避敌害的方式称之为胀气行为(Li，1998；Brainerd, 1994)。这两科的鱼类通过胀气行为来逃避敌害，以弥补其游速的缓慢。显然，这种胀气行为对其能够生存下来具有重要的适应意义(Brainerd, 1994)。

收稿日期：2010-04-15；接受日期：2010-06-28
基金项目：国家自然科学基金资助项目(30970365)；上海市重点学科建设资助项目(S30701)；上海海洋大学博士启动基金；上海市优青专项科研基金
*通讯作者(Corresponding author)，理学博士，特聘教授，Email : jksong@shou.edu.cn
第一作者介绍：赵爽(1983 -)，男，硕士研究生，研究方向为鱼类的警戒逃避行为，Email : yippefrog@yahoo.com.cn

二齿鲀科和四齿鲀科的鲀鱼都可以胀气，但是其胀气机制是否相同还是未知的。关于胀气行为的报道主要有二齿鲀科(8属23种)，如六斑刺鲀(*Diodon holacanthus*)和许氏短刺鲀(*Chilomycterus schoepfii*)等。Brainerd(1994)研究指出，六斑刺鲀胀气后的鱼体最接近球状，胀气部位是其失去消化功能的胃，并对利于胀气发生的诸如皮肤、骨骼、肌肉等结构特征作了阐述，Wainwright et al(1995)和Wainwright & Turingan(1997)等利用电生理技术初步阐述了胀气过程中通过口腔收缩与扩张控制口咽腔内水流的方向，以完成吸水和排水过程。然而，胀气行为在四齿鲀科(19属121种)尚未详细报道，只将其作为一种生物学特性简单介绍。从外部形态来看，四齿鲀科鱼胀气时尾部并不参与，仅鱼体腹部膨大呈球形。而对其胀气发生的确切部位仍存在争议，一些学者认为是其胃部(Breder & Clark, 1947；Hua & Gu，2000)；而另一些学者认为是临近其食道的气囊，也称食道囊(Yang & Hua，2003)。因此，本文以四齿鲀科的暗纹东方鲀(*Takifugu obscurus*)作为研究对象开展胀气行为的功能形态学研究，对比胀气前与后暗纹东方鲀的形态变化，确定胀气的发生部位并研究其利于胀气行为进行的结构特点，如疏松结缔组织、皮肤、骨骼、神经和腹肌分布，综合上述研究结果推测其胀气行为过程吸、排水机制，以期为深入研究河豚鱼胀气的神经调控机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验所用暗纹东方鲀自幼鱼开始在实验室人工养殖，鱼苗于2007年取自靖江河豚养殖公司和2008—2009年取自上海水产研究所，在循环水养殖系统养殖，水温维持在24℃左右，定期换水和吸除污物以保持良好的水质环境。养殖期间按照生长期分组养殖，每组鱼的数量维持在30尾，供实验所需。使用10%中性福尔马林固定标本，用于解剖观察。

1.2 实验方法

根据暗纹东方鲀生物学特性(Brainerd，1994；Wainwright et al，1995)和有关资料，采用搓动腹部皮肤的方式诱导其胀气发生。胀气实验前一天即停止喂食，测量胀气前的鱼体体积，诱导鱼胀气发生，收集排出水，视频记录胀气过程。为利于分析胀气前后鱼体体积的变化，诱导鱼胀气时，鱼腹部水平朝上并使口部浸在水面以下，使鱼在胀气时只吸入水，待到达胀气极限停止吸水后将其迅速转移到另外一个缸中(缸内盛水量已知)，然后，待鱼排水结束恢复正常状态后将其取出，测得缸内水增加的量以计算胀气后鱼体体积。为减少环境改变对鱼的影响，容器内的水均取自原来的养殖水。

胀气模拟时，将体长(11±1)cm的鱼分成两组，每组10尾，第一组饥饿48 h后实验，第二组喂食以后立即实验。二组实验操作同为经0.8 g/L的MS-222(间氨基苯甲酸乙酯甲磺酸盐，Tricaine Methanesulphonate)麻醉致死后在Olympus SZ2体视镜下解剖，首先去除左侧鳃盖骨和腹侧体壁而露出鳃腔和腹腔，记录胀气前腹部器官的形态特征；然后将一导管自口腔插入到食道至咽的开口处，并将咽部夹紧，而导管另一端与注射器(20 mL)相连。通过注射器向消化道注入空气或液体以模拟胀气行为的发生，胀气后，记录鱼体腹腔内器官的形态变化。

X光透视观察鱼体脊柱变化时，取大小相近的鱼[体长(13±1.5)cm]分成两组，每组5尾。第一组直接麻醉致死后放于KODAK数字化动植物X 光成像系统(Kodak Digital X-Ray Specimen System 4000)中，记录胀气前脊柱形态；而第二组经诱导胀气时快速吸入MS-222致死麻醉液致死后保持胀气状态，同上述条件透视观察胀气后脊柱形态。

骨骼和神经染色在三重染色法(Song & Parenti, 1995)的基础上，进行适当修改。骨骼染色：1%的KOH溶液浸泡后，1%茜素红(1 g茜素红粉末溶于100 mL 1%的KOH)染色，保存在70%甘油(纯甘油7份，1% KOH 3份)中进一步观察。神经染色：流水冲洗24 h的标本经0.5%胰蛋白酶消化，依此经30%、50%和70%的酒精梯度脱水，苏丹黑溶液(1 g苏丹黑粉末溶于100 mL 70%的酒精)染色后经 30%、50%和30%的酒精浸洗分色，0.5% KOH浸泡过夜，然后保存在70%甘油待进一步观察。组织切片为常规石蜡包埋，连续切片厚度为6至8 μm，HE染色，中性树胶封片，在Olympus显微镜下观察并拍照。

2 结 果

2.1 胀气行为的观察

2.1.1 胀气行为的四个阶段 通过观察胀气刺激实验的视频中鱼的行为变化，结合胀气所需时间和排水体积，将暗纹东方鲀胀气行为分为刺激、吸水、

维持和排水四个阶段。(1)刺激阶段所需时间不定，有的鱼可立即胀气；有的刺激一段时间才可。(2)吸水阶段的显著特点是鱼口腔吸入几次水后，下颌向下移动，左右两侧鳃孔保持闭合。随着口腔的收缩，腹部迅速膨大加上皮肤上小刺的竖立使鱼体腹部呈“刺球状”。吸水阶段完成的标志是鱼上下齿紧闭并发出吱吱声，说明腹部已膨胀到最大极限。对10尾鱼[体长(9±1.4) cm]每周胀气一次，连续6次的统计数据显示其吸水时间为(10.3±2.3) s。(3)维持阶段时鱼体无吸水和排水进行，口部和鳃孔处于闭合状态(图1)，维持阶段的长短与其感受到的刺激强弱有关，松手后将其放回水中，鱼会很快自口部和鳃孔向外排水，但如果将胀气极限的鱼放在一个狭小口径的容器上，使鱼卡在容器上，维持阶段又会明显地增长，记录到最长维持时间为5 min。(4)排水阶段，即自口和鳃孔向外排水至鱼体恢复胀气前状态并正常游动。排水早期，水自口部和两鳃孔处涌出,甚至喷出(图2)；当大部分水排出后，鱼开始

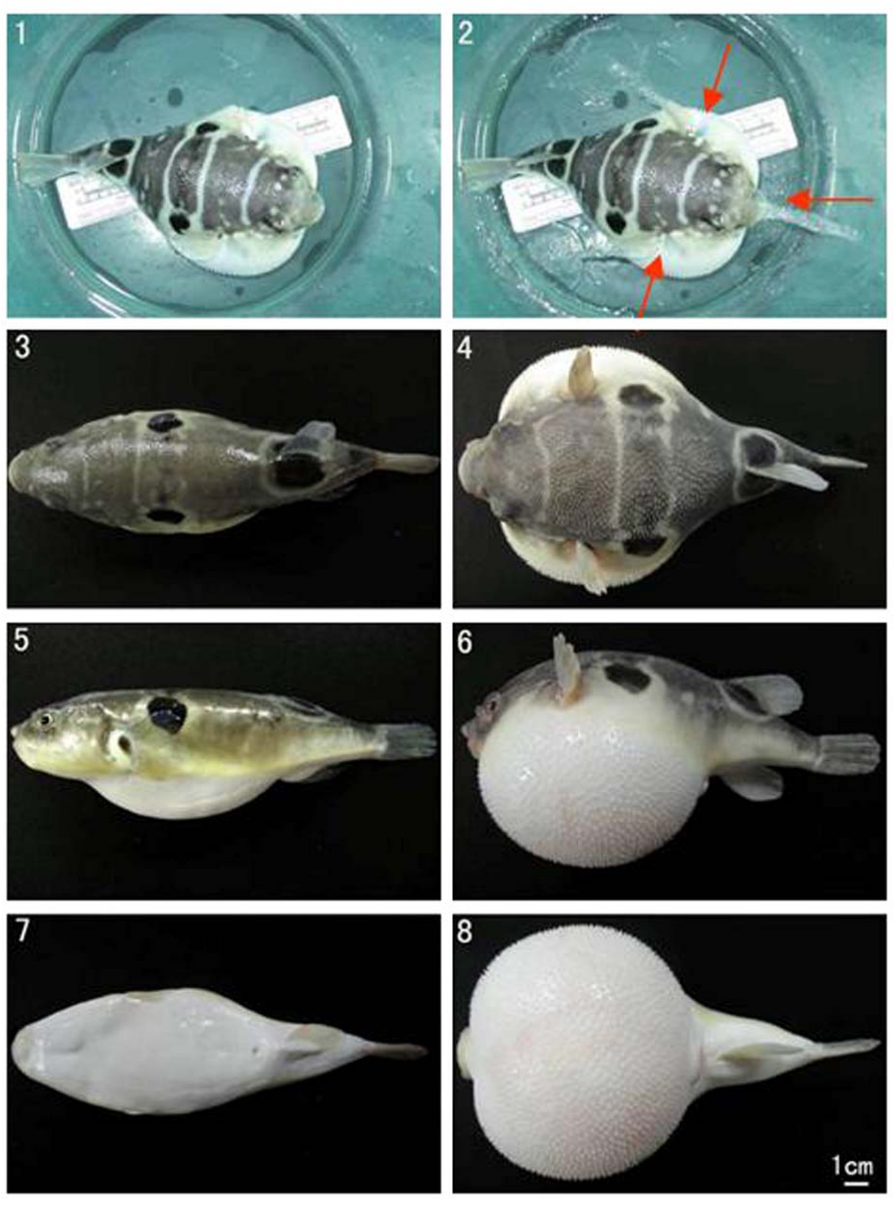


图 1—8　暗纹东方鲀排水瞬间和胀气前后鱼体的形态变化

Figs. 1-8　The beginning of expelling and the change of body shape in unflated and inflated pufferfish (*Takifugu obscurus*)

1：维持阶段；2：排水阶段，箭头所示为排水部位；3：未胀气鱼体背面；4：胀气后鱼体背面；5：未胀气鱼体侧面；6：胀气后鱼体侧面；7：未胀气鱼体腹面；8：胀气后鱼体腹面。

1: Sustaining phase; 2: Expelling phase, the arrows indicate the places where water flow out; 3: the dorsal of the uninflated pufferfish; 4: the dorsal of the inflated pufferfish; 5: the lateral of the uninflated pufferfish; 6: the lateral of the inflated pufferfish; 7: the ventral of the uninflated pufferfish; 8: the ventral of the inflated pufferfish..

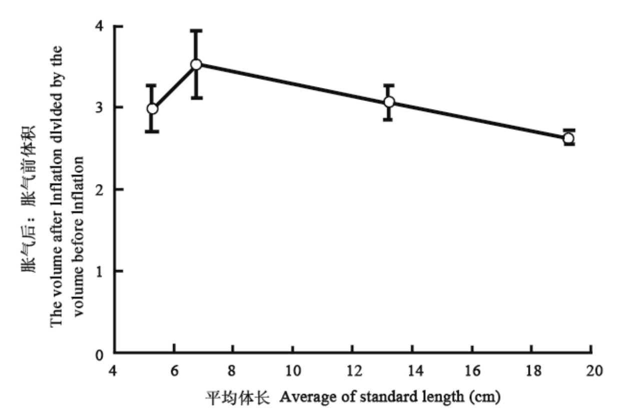


图 9 不同体长的暗纹东方鲀胀气后鱼体体积的改变

Fig. 9 The change of fish volume after inflation on different standard length pufferfish (*Takifugu obscurus*)

挺腹，后仰，收缩腹部，头部有时左右摆动以加快水的排出。与吸水阶段相比，排水时间变化幅度较大，在体内的水未排尽时继续对其刺激仍可使其达到胀气极限状态。另外，在对刚投食的鱼进行诱导胀气，其同样可以发生胀气，但是鱼在排水阶段会将已摄入的部分饲料团和水一起排出体外。

2.1.2 胀气前后鱼体的形态变化 诱导胀气时，鱼吞入MS-222麻醉剂而致死后，还维持在胀气状态。通过对体长为(14±1.2)cm 5尾鱼的测量发现，其胀气后的形态变化：(1)背面：胀气后左右两胸鳍处宽度扩大为胀气前的2倍左右，鳃孔边缘隆起而鳃孔凹陷处于紧闭状态，胸鳍由胀气前贴附在鱼体腹侧而转为竖立，尾部无明显变化(图3—4)。(2)侧面，与一般硬骨鱼的皮肤不同，暗纹东方鲀体表无鳞片覆盖，腹部柔软且轻微下垂，胀气后鱼体的体高为胀气前的1.6倍左右，很多“小刺”垂直竖立在鱼体上，鱼体弯曲呈驼背状，口部上唇至尾部中央的距离缩短0.6—1 cm(图5—6)。(3)腹面：胀气前腹部较平，肛门与鱼体腹部位于一个平面，胀气后鱼体自口部下方至臀鳍前的腹部均参与胀气，腹部膨大接近球状，肛门也拉伸至球状腹部的侧面，比胀气前拉高了1 cm左右(图7—8)。定期对三组鱼进行胀气刺激实验结果显示，胀气后鱼体体积为胀气前的3倍左右(图9)。综合胀气过程的吸水时间和胀气后鱼体体积的变化，得出在对其腹部刺激后，暗纹东方鲀于10 s左右快速吸水使胀气后体积为胀气前的三倍左右，腹部膨胀至坚硬的球状。

2.2 胀气的发生部位——气囊

胀气过程中观察鱼体腹部两胸鳍之间最先隆起，首先对固定标本(体长13.8 cm)解剖，去除腹部肌肉及鳃盖骨后，观察到腹部两胸鳍之间的腹肌下方有一白色囊状器官，外周被疏松结缔组织包裹，根据其形态特征及所处位置确定是暗纹东方鲀的气囊，也称食道囊。

进一步解剖得到鱼体咽至肛门之间的消化道，依次为咽、食道、气囊、胃、小肠、直肠和肛门(图10)，气囊近乎垂直的连于食道腹侧。

将气囊外周的疏松结缔组织剥离后，观察到气囊外部有褶皱，与食道连接的基部，如瓶颈般较细，而底部相对膨大呈袋状；将气囊自背腹轴剖开后，观察到基部囊壁较厚，高度折叠而出现许多不规则的褶皱，而底部囊壁薄并且内壁褶皱不明显(图11—12)。气囊前端通过短粗的食道开口于咽，食道管壁较厚，在咽部开口处狭小，开口处上方有一突出而中央凹洼的咽突；将气囊后端消化道剖开后发现，食道与胃的连接处的紧缢为发达的环状括约肌，并且突入到食道内形成花团似的突起簇(图13—14)。

通过对饥饿与饱食的鱼胀气模拟后对比发现，在新鲜鱼体上气囊的囊状结构并不明显，根据固定标本的解剖结果，在相同的位置只发现一团白色黏液状的疏松结缔组织，当用注射器经导管向咽部开口处注入少量空气后，食道附近才开始隆起，显现出囊状结构，随着空气注入量的增加，该部位逐渐膨大呈球状。饥饿的鱼胀气后的气囊为一透明的薄膜，内部无食物残留(图 15—16)；饱食的鱼解剖后消化道内充满刚刚摄入的食物，但气囊内未观察到装有食物，而在注入空气模拟胀气后气囊隆起，只是在气囊内壁上残留一些食物残渣，未发现有成团食物存在(图 17—18)。另外观察到，气囊上分布的血管很少，肉眼未观察到明显的血管分布，而胃与小肠管外壁有丰富的血管，至直肠附近消失(图 17—18)，提示气囊应该独立于胃肠消化道组织。

2.3 适应胀气时腹部膨大的结构

2.3.1 腹部分布的疏松结缔组织 疏松结缔组织主要分布在鱼体腹部，位于腹肌与腹腔黏膜之间，尤其在两胸鳍之间的腹部下方分布较多。疏松结缔组织呈黏液状，具有很高的弹性(图19)。挑取一块疏松结缔组织在Zeiss SteREO Discovery.V12体视镜下观察，视野中大部分是白色的胶原纤维，胶原纤维之间是一些无固定形态、透明的黏液物质，即基质(图20)。解剖过程中将腹部皮下肌肉向外稍稍拉

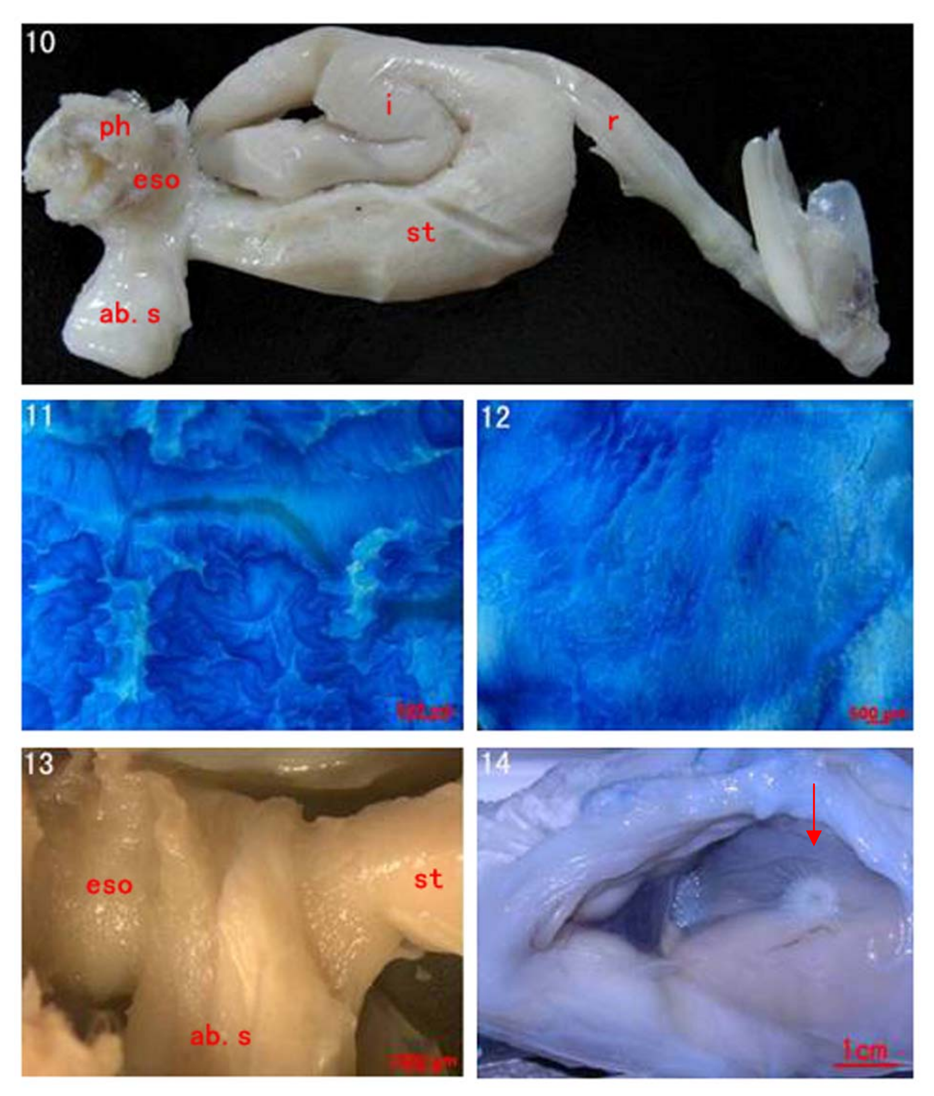


图 10—14　暗纹东方鲀胀气部位气囊的形态特征

Figs. 10-14　The morphological characteristics of the abdominal sac of pufferfish (*Takifugu obscurus*)

10：整体消化道形态(ph-咽；eso-食道；ab.s-气囊；st-胃；i-小肠；r-直肠)；11：气囊基部的内壁形态；12：气囊底部的内壁形态；13：气囊与食道、胃的连接；14：贲门括约肌,箭头所示。

10: The form of alimentary tract (ph-pharynx; eso-esophagus; ab.s-abdominal sac; st-stomach; i-intestine; r-rectum); 11: The inner wall of the basal region of abdominal sac; 12: The inner wall of the bottom region of abdominal sac; 13: The joint of abdominal sac, esophagus and stomach; 14: The arrow shows the cardiac sphincter.

起后，观察到附着在腹肌内侧的疏松结缔组织随之拉起，将拉起后的空隙填满并出现许多泡状结构(图21)。

2.3.2　可收缩性的皮肤小刺结构　除尾部腹面的皮肤外，鱼体腹面呈白色的皮肤均参与胀气行为并发生明显的改变(图3—8)。解剖结果显示，气囊位于腹部两胸鳍之间腹肌下方，该区域的皮肤比背部的皮肤明显增厚且在胀气过程中的形变最为明显。胀气前皮肤上分布有一些指向尾部的小刺，但此时小刺处于收回状态，其骨质部分被表皮覆盖，小刺外周由波浪状的皮肤环绕(图22)；胀气后小刺垂直竖立，露出骨质尖刺端，围绕小刺的波浪状皮肤拉伸后展平(图23)。除眼眶下方、鳃孔附近和尾柄外，小刺分布在鱼体全身各处。胀气前皮肤经胰蛋白酶消化、茜素红硬骨染色后观察到清晰的小刺骨质结构，小刺呈红色，尖端指向尾部，基部为三齿状或四齿，基部中央为一空穴结构(图24)。

2.3.3　可弯曲呈驼背状的脊柱　胀气过程中随着腹部的膨大，鱼体背部也逐渐弯曲呈驼背状，使得鱼体上唇外缘至尾部外缘的长度缩短(图5—6)。选取不同体长的鱼分成3组，每组5尾，进行胀气刺激实验，分别记录胀气前后鱼体上唇外缘至尾部外

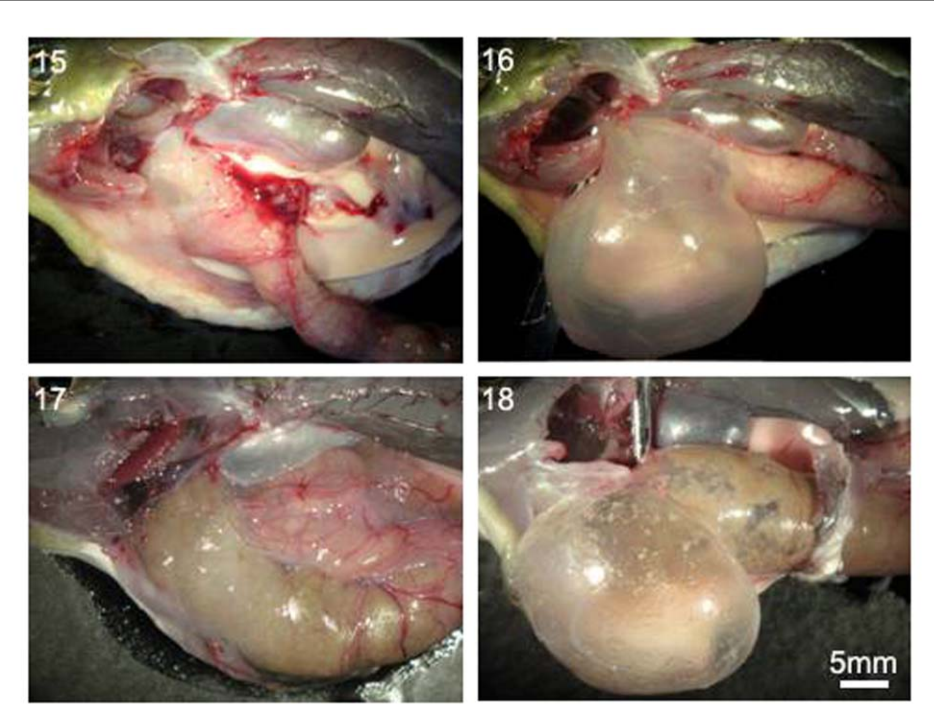


图 15—18 饥饿与饱食情况下模拟暗纹东方鲀胀气行为的发生

Figs. 15-18 Inflation behavior were simulated on the hungry and full pufferfish (*Takifugu obscurus*)

15：饥饿时胀气前消化道；16：饥饿时胀气后消化道；17：饱食时胀气前消化道；18：饱食时胀气后消化道。

15: The alimentary tract in unflated and hungry pufferfish; 16: The alimentary tract in inflated and hungry pufferfish; 17: The alimentary tract in unflated and full pufferfish; 18: The alimentary tract in inflated and full pufferfish.

表 1 暗纹东方鲀胀气前后鱼体全长的变化

Tab.1 The change of the total length of pufferfish (*Takifugu obscurus*) after inflation

组别 Group	胀气前全长(cm) Total length before inflation	胀气后全长(cm) Total length after inflation	缩短的长度(cm) Shortened length
一组	11.3±0.5	10.8±0.4	0.4±0.1
二组	18.2±0.8	17.1±0.7	1.1±0.2
三组	22.5±0.8	20.2±0.9	2.3±0.1

缘的长度，表1的统计结果显示，随着鱼体长度的增加，其胀气后缩短的长度也相应增加。而X光透视显示，鱼体内部骨骼尤其是脊椎胀气前后的形态变化，胀气后暗纹东方鲀的脊椎弯曲程度很大，而且弯曲区域位于临近头盖骨的前五块椎骨，尾椎在胀气过程中未发生明显的弯曲(图25—26)。

2.3.4 可伸缩的腹侧神经 苏丹黑神经染色分别显示胀气前和胀气后标本的腹侧体壁的神经分布，染色结果发现胀气后与头尾轴垂直分布的神经变化幅度较大，如胸鳍后的神经胀气前呈高度弯曲(图27—29)，胀气后随着腹部的膨大该神经弯曲程度明显下降，很多部分几乎处于拉直状态(图28—30)；而与头尾轴平行分布的神经胀气前分布较直，无明显的弯曲，胀气后变化不显著(图28)。

2.4 腹部肌肉的束状分布

暗纹东方鲀腹部皮肤下的腹肌有横肌和纵肌两层构成，而腹腔侧面的为胸舌骨肌和轴下斜肌构成的腹侧肌肉(图31)。横肌位于外层与皮肤相连，但连接并不紧密，肌纤维与鱼体的头尾轴垂直(图32)，两端通过腱膜连接于背部的轴上肌，将整个腹腔包裹。纵肌的分布方向与横肌垂直，位于横肌与腹膜之间，横肌和纵肌两层肌肉垂直连接构成的网状结构将腹部覆盖(图31—33)。纵肌左右对称分布，分为前纵肌和后纵肌，后纵肌构成纵肌的主要框架，起点处分为长短两支，短支连在臀鳍第一支鳍骨，而长支沿着臀鳍向后延伸至尾部末端变大依附在尾部躯干肌上；而终点在舌骨器的中央部位(图31、33、34)。后纵肌由七至八段肌束构成，两端的

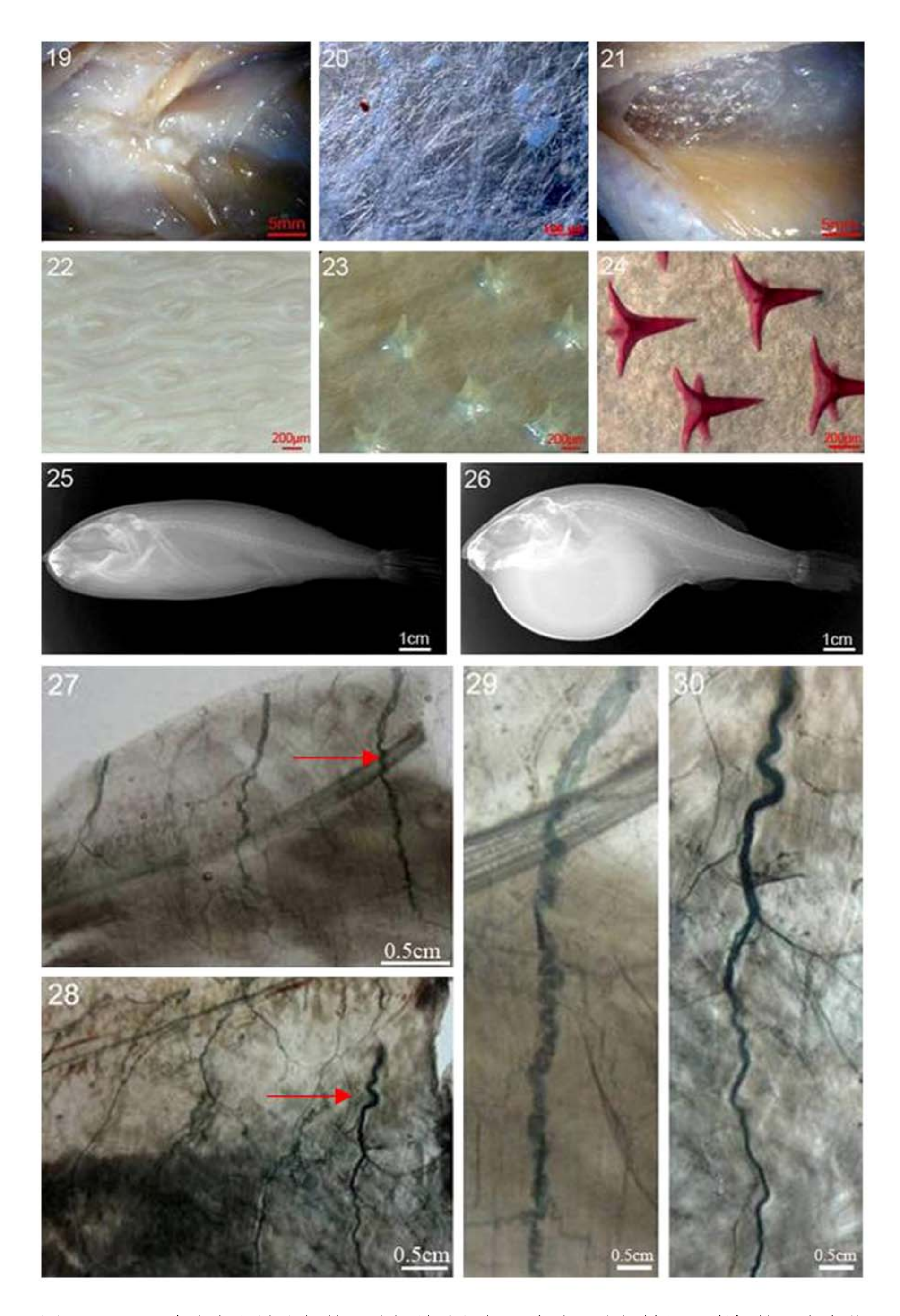


图 19—30　暗纹东方鲀胀气前后疏松结缔组织、皮肤、腹侧神经和脊柱的形态变化

Figs. 19-30　The change of abdominal loose connective tissue, skin, lateral abdominal nerve and dorsal spine in unflated and inflated pufferfish (*Takifugu obscurus*)

19：胀气前的疏松结缔组织；20：疏松结缔组织的组成；21：胀气后的疏松结缔组织；22：胀气前的腹部皮肤及收回的小刺；23：胀气后的腹部皮肤及直立的小刺；24：硬骨染色后的小刺；25：胀气前脊柱的形态；26：胀气后脊柱的形态；27：胀气前腹侧神经分布；28：胀气后腹侧神经分布；29：胀气前胸鳍后神经(图27箭头所示)的放大；30：胀气后胸鳍后神经(图28箭头所示)的放大。

19: The loose connective tissue in an uninflated state; 20: The structure of the loose connective tissue; 21 The loose connective tissue in an inflated state; 22: The ventral skin in an uninflated state with the retractile spines; 23: The ventral skin in an inflated state with the erect spines; 24: The skin spine stained by Alizarin red S; 25: The vertebral column in an uninflated state; 26: The vertebral column in an inflated state; 27: The nerves in the lateral peritoneal cavity in an uninflated state; 28: The nerves in the lateral peritoneal cavity in an inflated state; 29: The zoom for the nerve in Fig.27 the arrow shows; 30: The zoom for the nerve in Fig.28 the arrow shows.

肌束连接紧密，而中部几段之间的距离较大，由坚韧的腱膜连接。腹侧肌的胸舌骨肌的起点在后匙骨下部前面，又有一部分起点在乌喙骨前面，肌纤维向前延伸，终点在尾舌骨背面中央隆起嵴的内侧。胸舌骨肌通过后匙骨与腹部后侧的轴下斜肌相连接(图31—34)。在模拟胀气发生时，将一固定标本(体长8.5 cm)解剖后去除腹部的皮肤，在咽部向消化道内注射空气后观察到未胀气时纵肌紧密贴附在腹部气囊上方，胀气后气囊膨大而后纵肌拉伸变粗覆盖在气囊中央，将气囊分成左右两个半球部分；而前纵肌协助后纵肌将整个气囊完全包裹(图35)。

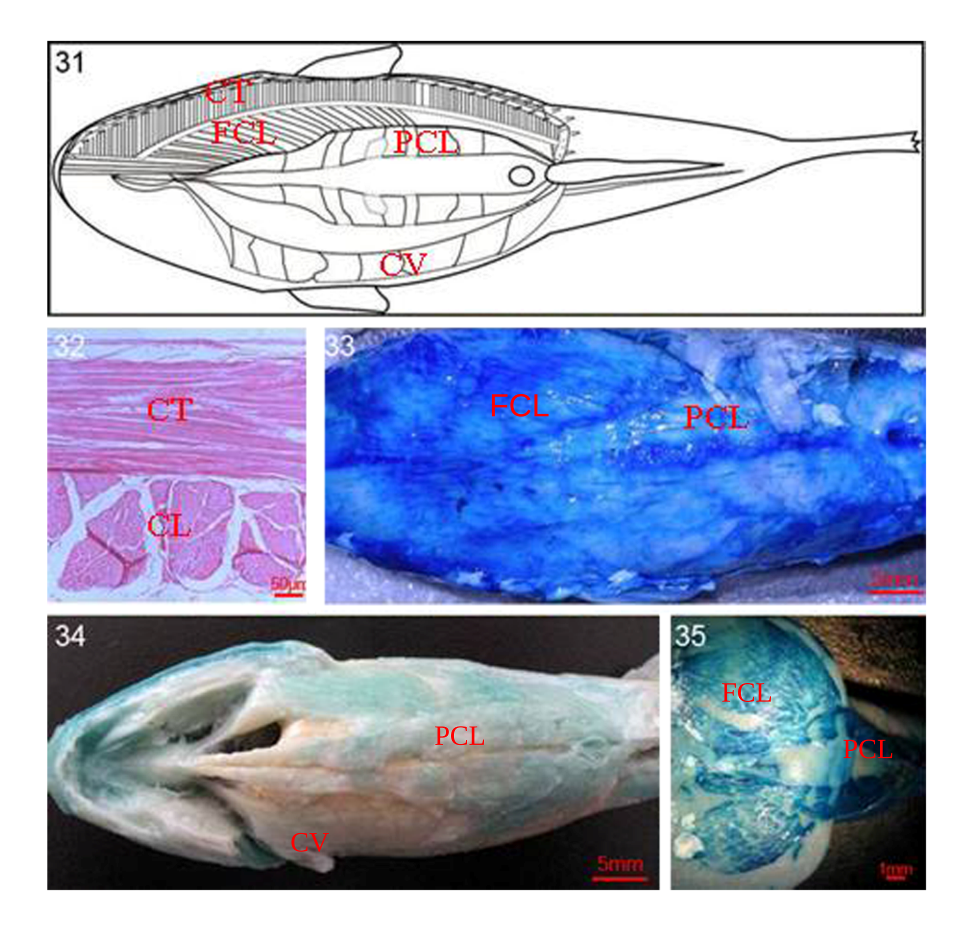


图 31—35 暗纹东方鲀腹肌的分布及胀气前后的形态变化

Figs. 31-35 The arrangement and change of ventral muscle after inflation in pufferfish (*Takifugu obscurus*)

31：腹肌分布模式图 CT，横肌；FCL，前纵肌；PCL,后纵肌；CV，腹侧肌；32：腹肌横切图；33：纵肌分布(去除横肌)；34：腹肌分布(去除横肌和前纵肌)；35：胀气后纵肌的形态变化。

31: The schematic diagram of ventral muscle CT, *m.cutaneus transversalis*; FCL, *front m.cutaneus longitudinalis*; PCL, *posterior m.cutaneus longitudinalis*; CV, *m.cutaneus ventralis*; 32: The transverse section through the two layers of cutancous; 33 The arrangement of the whole longitudinal muscle; 34: The arrangement of ventral muscle(no *front m.cutaneus longitudinalis*); 35: The shape of the longitudinal muscle in inflated state.

3 讨 论

3.1 暗纹东方鲀胀气行为的特点

暗纹东方鲀既可在离水情况下通过吸入空气而使鱼体腹部膨大呈近球状，也可在水中吞入水膨大。最初因为相对容易观察到其通过吸入空气后膨大，故将此行为命名为胀气行为或鼓气行为，而水和空气同为使腹部膨大的内容物，通过在气囊内的积累而使腹部膨大，故胀气行为在广义上包括空气或者水等液体。这点与在自然环境下的二齿鲀科和四齿鲀科在水中和在水面或空气中遇到敌害攻击时吸入水和空气相同。实验发现：与六斑刺鲀相同，暗纹东方鲀也可先吸入水再吸入空气或先吸入空气后吸水而发生胀气(Brainerd，1994)，这种水气综合的胀气方式更利于其逃避敌害的攻击而得以生存。

与二齿鲀科鱼的胀气部位不同，暗纹东方鲀将水或者空气吞入到其食道腹侧形成的气囊而发生胀气。据报道暗纹东方鲀胃内为强酸性环境，胃蛋白酶活性明显高于肠道蛋白酶活性，说明其胃具有消化功能(Gu & Cai，2007)。暗纹东方鲀的气囊并不像胃肠等器官排列于消化管，而是自食道腹侧外接于消化管，近乎垂直。相对于暗纹东方鲀胃肠部位丰富的血管，气囊分布的血管很少，并且对饱食的鱼模拟胀气后气囊内食物很少，固定标本的气囊内几乎未发现食物糜。综上推测，暗纹东方鲀的气囊不具有消化和储存食物的功能，而是位于消化道上用于胀气发生时存放水或者空气的专门器官。

胀气诱导方式上，暗纹东方鲀也与二齿鲀科的鱼不同，用手握住六斑刺鲀或许氏短刺鲀鱼体后轻挤头骨两侧即可诱导胀气发生(Brainerd，1994；Wainwright et al，1995)；而以同样方式则不能诱导暗纹东方鲀胀气，诱导暗纹东方鲀胀气需要的刺激强度更大。本实验发现，通过手搓其腹部皮肤可使其快速有效发生胀气。为比较胀气前后的暗纹东方鲀外部形态和内部器官的变化，需要处于胀气状态或胀气极限的标本。Brainerd(1994)指出：将处于胀气极限的六斑刺鲀立即投入到液氮中使其致死并保持胀气状态，但在暗纹东方鲀的操作中发现该方法不易控制，而且不能保证其处于胀气极限。在本实验中，受胀气刺激实验中吸水时间和MS-222麻醉致死时间的启示，首先对鱼进行胀气刺激实验，得到胀气过程中最大吸水量以及吸水时间，从而调整MS-222对相同大小鱼的致死剂量，可以使鱼在受到刺激开始吸水时放入到MS-222致死溶液中，达到胀气极限后由于其吸入的麻醉液恰好达到其致死剂量而死亡，使用这种麻醉致死法可更好地获得处于胀气极限的鱼体。

3.2　暗纹东方鲀吸、排水机制

暗纹东方鲀气囊的囊壁结构和前后的阀状连接都有利于快速胀气，并使鱼体具有较大的硬度以抵抗敌害的攻击。气囊基部作为与食道的连接部位，其囊壁较厚承担的压力大，而气囊底部相对较薄易于发生形变，当胀气时由口腔压入的水或空气进入到气囊后，气囊的形变方向为自基部至底部，从而利于腹部的快速膨胀。气囊的连接方式均为阀门结构，可以开启与闭合，前面经短而粗且内壁狭窄的食道开口于咽，咽部上方的咽突和下方的咽齿相互配合控制咽的闭合与开启；气囊后面食道与胃之间为贲门括约肌，起到类似“阀门”的作用。鱼体通过口和左右两侧鳃孔与外界相通，而口下齿内侧和鳃孔处有瓣膜结构，在胀气过程中起到阀门的作用，控制水的进出。

根据本实验观察到胀气过程中口腔吞咽方式、排水过程、气囊及其连接方式，以及其他利于胀气发生的组织结构的研究结果，我们推测暗纹东方鲀胀气过程中吸水和排水阶段的完成方式如下：口和鳃孔、咽和贲门括约肌起到开关的作用，调控体外与口咽腔、口咽腔与气囊、气囊与胃之间的闭合与开启。口咽腔作为体外和气囊的枢纽起连接作用，在胀气过程中充当“水泵”控制水流的流动方向，以完成胀气的吸水和排水。在吸水阶段，下颌连续开闭将水吞入到口咽腔，然后口部闭合，同时口腔收缩将水吞咽到气囊，而水自口咽腔流入气囊时，咽突开启，为达到胀气极限需要，此过程循环进行多次，使贲门括约肌处于闭合以隔绝气囊与后部消化道，维持气囊内压力，同时也避免使胃、肠等后部消化道膨大受损。随着气囊膨大成球状，之前只与气囊基部相接的腹肌也随之变化，几乎将气囊完全包围，横肌与纵肌将球状气囊包裹，而位于气囊下方的腹侧肌，随着鱼体弯曲内凹适应气囊的膨大。排水早期，咽突、口和两侧鳃孔同时打开，气囊内的水直接涌入到口咽腔然后自口部和左右鳃孔排出；排水后期，大部分水排出后，气囊内压力下降不能将水直接排出，与早期的排水方式不同，首先口、鳃孔和咽闭合使口咽腔处于封闭，然后口腔扩张导致口咽腔压力降低，当低于气囊内压力时口咽腔起到类似唧筒的作用，咽突开启后气囊内的水首先被吸入口咽腔，压力平衡时水停止流动，咽突闭合，这时口腔收缩，将口咽腔内的水自口部和鳃孔排出，同时包裹气囊的横肌、纵肌与下方的腹侧肌一起收缩加快气囊中水的排出，即鱼挺腹、后仰，收缩腹部，与吸水阶段类似此过程需要反复多次直至将水排出。

3.3　疏松结缔组织、皮肤、骨骼和神经的特化

疏松结缔组织由纤维和基质构成，其结构特点是纤维分布疏松，而无固定形态、无色透明的基质相对较多，具有连接作用和防御保护等功能(Lou，1994)。暗纹东方鲀腹部皮下肌肉和腹膜中间分布的大量疏松结缔组织起到连接作用，又因为其柔软而富有弹性，胀气时腹部快速膨起以后，包裹在气囊外的疏松结缔组织也随之扩大呈球状，一定程度上

增加皮下肌肉在与腹腔之间滑动利于胀气行为的迅速完成。

鱼类皮肤一般包括表皮、真皮和皮下层等基本机构(Meng et al，1987)。二齿鲀科和四齿鲀科鱼的皮肤在胀气过程中表现出高弹性以及皮上小刺的伸缩，对此很多人对其皮肤结构进行了研究(Mittal & Banerjee，1976；Hertwig et al，1992；Brainerd，1994)。例如，绿河鲀(*Tetraodon fluviatilis*)表皮与皮下层平均为 20 μm 左右，而真皮层的厚度是表皮与皮下层的 400 倍左右，厚的真皮层在保证皮肤高弹性的同时增强了皮肤的强度(Mittal & Banerjee，1976)。对四齿鲀(*Tetraodon steindachneri*)和六斑刺鲀(*Diodon holacanthus*)研究发现，两种鱼皮上小刺分为骨质结构的顶部和三齿的基部两部分，而底部中间有一个空穴(Hertwig et al，1992；Brainerd，1994)。暗纹东方鲀的皮上小刺与其类似也可以在胀气后垂直竖立在鱼体，但是小刺基部的齿状分支比较特殊，在其鱼体上分别观察到三齿状和四齿状两种。本实验中暗纹东方鲀的皮肤具有高弹性和大量活动自由的小刺的特点，推测其适应并利于胀气行为的发生有如下四方面：第一，和大多数硬骨鱼不同，暗纹东方鲀的皮肤分布由鳞片特异而成的小刺没有鳞片的覆盖，从而避免了坚硬的皮肤结构对鱼体的束缚。第二，皮肤的高弹性特点可以适应胀气过程中气囊短时间内泵入鱼体两倍体积的水使腹部膨大近球状，胀气所需时间与其能否逃避敌害有直接的关系。第三，膨胀的气囊增强了鱼体的压力，暗纹东方鲀的皮肤结构也增强了胀气后腹部的硬度，可以抵抗敌害的撕咬。第四，胀气过程中皮上小刺可以灵活的竖起和收起，首先作为自卫的武器起到恐吓敌害的作用，其次竖立的小刺增加了鱼体宽度降低了被猎食者吞入的几率，最后小刺竖立后，其位于真皮层中的三齿或四齿的基部可以起到支架的作用，相当于钢筋混凝土中的“钢筋”，增强皮肤网状结构的强度而利于抵抗敌害的撕咬。

六斑刺鲀胀气后鱼体体积为胀气前的三倍，而且胀气后鱼体体形是所有胀气鲀形目鱼类中最接近球状的，尾柄处也被胀气后的鱼体所掩盖(Brainerd，1994)。暗纹东方鲀胀气后的体积为胀气前的三倍左右，脊柱弯曲呈驼背状，但尾部在胀气后无明显变化。与一般的硬骨鱼相比，构成二齿鲀科和四齿鲀科鱼的椎骨数目很少，至今未有这两科鱼能在水平方向进行 C 或者 S 形弯曲的报道(Brainerd & Patek，1998)，但是它们可以在垂直方向弯曲的程度很高。脊柱的灵活弯曲一方面利于吸水阶段腹部迅速膨大成近球状；另一方面在排水阶段后期鱼体的挺腹、后仰都与其脊柱的灵活弯曲有密切的关系。腹侧没有典型肋骨的存在是鲀形目鱼所共有的特点(Nelson，2006)，无肋骨构成的腹壁的束缚，易于二齿鲀科和四齿鲀科腹腔的变化，从而适应胀气行为的发生。

有关鲀形目鱼类神经分布的研究较少，相关研究主要是对侧线神经的分布描述(Nakae & Sasaki，2005，2006，2008)，而未涉及到与胀气行为相关的神经分布。通过对胀气前和胀气后鱼体的神经染色，对比腹侧神经胀气前后的变化，推测其高度弯曲的神经利于胀气时腹部膨大，即胀气后通过神经的拉伸变长扩大在腹部的分布，以完成其神经支配作用。有关暗纹东方鲀胀气行为的神经支配及神经调控机制将是我们下一步研究的重点。

致谢：江苏靖江水产技术推广站和上海水产研究所热情提供实验所用暗纹东方鲀；加拿大安省皇家博物馆的 Winterbottom, R.教授和美国布朗大学的 Brainerd, E. L.教授邮件交流中解答了很多有关鲀鱼胀气的问题；严继舟教授、刘志伟老师、范纯新老师和实验室其他成员对本研究给予热情的帮助, 并对相关研究过程提出宝贵意见；张倩同学帮助绘制文中肌肉分布模拟图，为此，作者表示衷心感谢。

参考文献：

Brainerd EL. 1994. Pufferfish inflation: functional morphology of postcranial structures in *Diodon holocanthus* (Tetraodontiformes) [J]. *J Morph*, **220**: 243-261.

Brainerd EL, Patek SN. 1998. Vertebral column morphology, C-start curvature, and the evolution of mechanical defenses in tetraodontiform fishes [J]. *Copeia*, **4**: 971-984.

Breder CM, Clark E. 1947. A contribution to the visceral anatomy, development, and relationships of the Plectognathi [J]. *Am Mus Nat Hist*, **88**: 287-319.

Gu SY, Cai Y. 2007. Morphology and histology of digestive tract in juven ile *Takifugu obscurus* [J]. *Reserv Fish*, **27**(6): 12-14. [顾曙余, 蔡　原. 2007. 暗纹东方鲀幼鱼消化道的形态学和组织学研究. 水利渔业, **27**(6): 12-14.]

Hertwig I, Eichelberg H, Hentschel J. 1992. Light and electron microscopic

studies of the skin of the palembang puffer, *Tetraodon steindachneri* (Teleost, Tetraodontidae) [J]. *Zoomorphology*, **111**: 193-205.

Hua YY, Gu ZF. 2000. Biological characteristics and rearing of *Takifugu obscurus* on the culture condition [J]. *Inland Fish*, **4**: 21-22. [华元渝, 顾志峰. 2000. 养殖条件下暗纹东方鲀的生物学特性及饲养技术. 内陆水产, **4**: 21-22.]

Li MD. 1998. Fish Taxonomy[M]. Beijing: Ocean Press. [李明德. 1998. 鱼类分类学. 北京: 海洋出版社.]

Lou YD. 2002. Histoembryology.[M]. 2nd ed .Beijing: China Agriculture Press. [楼允东. 2002. 鱼组织胚胎学2版. 北京: 中国农业出版社.]

Meng QW, Su JX, Li WD. 1987. Comparative Anatomy of Fishes[M]. Beijing: Science Press. [孟庆闻, 苏锦祥, 李婉端. 1987. 鱼类比较解剖学. 北京: 科学出版社.]

Mittal AK, Banerjee TK. 1976. Functional organization of the skin of the“green-puffer fish” Tetraodon fluviatilis (Ham-Buch.) (Tetraodontidae,Pisces) [J]. *Zoomorphologie*, **84**: 195-209.

Nakae M, Sasaki K. 2005. The lateral line system and its innervation in the boxfish Ostracion immaculatus (Tetraodontiformes: Ostraciidae): description and comparisons with other tetraodontiform and perciform conditions [J]. *Ichthyol Res*, **52**: 343-353.

Nakae M, Sasaki K. 2006. Peripheral nervous system of the ocean sunfish Mola mola (Tetraodontiformes: Molidae) [J]. *Ichthyol Res*, **53**: 233-246.

Nakae M, Sasaki K. 2008. Branchial arch muscle innervation by the glossopharyngeal (IX) and vagal (X) nerves in Tetraodontiformes, with special reference to muscle homologies[J]. *J Morph*, **269**: 674-690.

Nelson JS. 2006. Fishes of the World. [M]. 4nd ed New York: Wiley.

Song JK, Parenti LR. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves[J]. *Copeia*, **1**: 114-118.

Wainwright PC, Turingan RG, Brainerd EL. 1995. Functional morphology of pufferfish inflation: mechanism of the buccal pump[J]. *Copeia*, **3**: 614-625.

Wainwright PC, Turingan RG. 1997. Evolution of pufferfish inflation behavior[J]. *Evolution*, **51**(2): 506-518.

Winterbottom, R. 1974. The familial phyloeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative mycology[J]. *Smithson Contrib Zool*, **155**: 1-201.

Yang Z, Hua YY. 2003. Preliminary Study on the Behavioral Characteristics of *Takifugu obscurus* during Intensive Culture[J]. *Shandong Fish*, **20**(3): 22-24. [杨　州, 华元渝. 2003. 集约化养殖条件下暗纹东方鲀行为习性的初步观察. 齐鲁渔业, **20**(3): 22-24.]

～～

上海海洋大学海洋生物系统和神经科学研究所简介

上海海洋大学海洋生物系统和神经科学研究所是在上海水产大学更名上海海洋大学的背景下成立的，旨在发展应用科学的基础上进一步深化基础理论研究，建成一个开放式多学科交叉的平台，本研究所由美国马里兰大学的特聘教授宋佳坤于2007年11月创立。目前，本所主要以多种鱼类为研究对象，应用形态解剖、电生理和分子生物学等多种技术，对鱼类的特殊感觉器官的形态结构、功能、进化发育和再生，以及对环境生态的适应机制进行深入研究，进而为它们在仿生学和各不同应用领域，有机的提供理论基础。从而开辟一条崭新的基础理论与应用科学“一对一”的直接合作通道。

首任所长宋佳坤教授于1967年毕业上海水产学院海水养殖专业；1980年9月，由朱元鼎院长和中科院动物所郑作新教授推荐，考取美国密执安大学（University of Michigan, Ann Arbor）全额奖学金，由中科院自费公派留学，主修比较神经生物学和鱼类学。宋佳坤教授长期从事鱼类进化形态学与比较神经生物学研究，为表彰在“脑神经个体与系统发育理论上的独特见解和贡献，以及在鱼类侧线与侧线神经系统的新发现”于1992年荣获美国先进科学协会（AAAS）的荣誉会员。

目前，该团队拥有教师5名，其中教授2人，讲师2人，是一支以中青年和具有海外留学经历的教师为主的创新型团队。该团队拥有研究生9名，其中博士研究生2人。自成立起，与美国、德国、澳大利亚和新西兰等国家多所大学和研究所建立较广泛的科研合作和人员交流。2008年11月至2009年6月邀请德国波恩大学的电生理技术人员协助建立电生理实验室。

自实验室成立以后，在学校及学院的支持下，实验室的研究人员及科研条件均得到迅速发展，该团队主持国家自然科学基金项目 1 项和上海市科委重点项目 1 项。目前，已在*Integrative Zoology*上发表本所成立大会论文集一本，1篇SCI论文，6篇国内核心期刊论文；另外已申请专利3项，获得授权专利1项。

宋佳坤，严继舟，范纯新，王晓杰，郭弘艺

(上海海洋大学 海洋生物系统和神经科学研究所，上海 201306)